УДК 591.175.4:591.473.3:599

СТАТИЧЕСКАЯ РОЛЬ МЫШЦ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С. Ф. Манзий, В. Ф. Мороз

(Институт зоологии АН УССР)

Строение конечностей млекопитающих, типы локомоции и аллюры наземных движений изучены довольно полно (Muybridge, 1887; Marey, 1894; Howell, 1944; Hildebrand, 1966; Касьяненко, 1947; Артеменко, 1951; Манзий, 1952, 1959; Спирюхов, 1952; Гамбарян, 1967; Суханов, 1968 и др.). Внутренние же механизмы локомоторного аппарата, и особенно принципы функционирования суставов и мускулов конечностей — значительно хуже. До сравнительно недавнего времени не было еще надежных методов объективного анализа этих механизмов, и ученые, как правило, ограничивались умозрительными заключениями.

Однако с появлением методов объективного анализа функций отдельных суставов, мускулов, мышечных волокон и даже миофибрилл возникает другая опасность — недооценка единства и целостности системы, интеграция функций ее компонентов. Во избежание этого необходимо при проведении исследований на любом уровне исходить из признания того, что четвероногая локомоция представляет собой сфазированные циклические движения четырех конечностей и что цикл каждой конечности состоит из двух фаз: опоры и переноса. Несмотря на то, что обе фазы каждой конечности осуществляются одними и теми же примерно 40 мускулами, схема последовательности включения этих мышц в работу и выключения их для каждой фазы иная, как иные и задачи фаз: в фазе опоры задача мышц сводится к противодействию силе гравитации путем превращения конечности в неподгибающийся столб и к перемещению тела относительно точки опоры конечности на почву, а в фазе переноса — к изменению углов суставов и перемещению конечности относительно корпуса тела вперед.

Такое строение локомоторных циклов возникло у первичных наземных четвероногих и как весьма надежное закрепилось в последующих поколениях. Таково оно и у современных четвероногих. С точки зрения биомеханики обе фазы являются силовыми, но работа по поддержанию и перемещению тела (фаза опоры) несравненно больше, чем работа по перемещению конечности (фаза переноса). Наземная шагающая локомоция в процессе эволюции животных постоянно совершенствовалась за счет рационализации движений. Темпы этого процесса у различных групп были неодинаковы, и поэтому сейчас наряду с животными, обладающими предельно узкоспециализированными конечностями (копытные, китообразные, птицы и рукокрылые, кроты), существуют хвостатые амфибии и многие рептилии, конечности которых по своим биомеханическим характеристикам близки к конечностям стегоцефалов. Существуют также животные со всей гаммой переходных форм конечностей.

Самой распространенной специализацией конечностей у потомков стегоцефалов является, пожалуй, специализация к четвероногому бегу по поверхности субстрата. К тому же она является исходным этапом для любой другой специализации и поэтому представляет большой интерес для эволюционного учения. Этот тип специализации представляет

интерес и для биоников, разрабатывающих схемы шагающих машин, ибо четыре ноги и есть то минимальное число их, необходимое для самой устойчивой опоры, которое сочетается с максимальной простотой кинематической схемы локомоторного аппарата и схемы управления им.

Учитывая все это, мы посвятили наши исследования анализу четвероногой локомоции. К сказанному выше о фазах работы конечностей следует добавить, что кроме фазы опоры как компонента локомоции у бегающих животных имеется опора как способность животного отдыхать стоя (статика). У всех стопоходящих животных в основе статики лежит тот же механизм, что и в основе фазы опоры, и поэтому у них статика весьма утомительна. У пальце- и особенно у фалангоходящих (у них статика — это и отдых, и готовность к бегу) выработался специальный механизм, делающий ее неутомительной. Важнейшими элементами такого механизма являются сухожилинизация m.m. serratus ventralis, посредством которых туловище подвешено к лопаткам, m.m. biceps brachii, supraspinatus, deltoideus, а также мышц-сгибателей и разгибателей запястья и пальцев и превращение этих мышц во время статики в связки. Сюда относятся также одноостность и взаимная зависимость движений в суставах и наличие суставных статических упоров.

Принято считать, что самым совершенным статическим механизмом обладают лошади, которые могут не ложиться по несколько суток. Большинство ученых считают их статику пассивной. Однако, как показали наши исследования, такое заключение не состоятельно.

В исследованиях статолокомоторной функции грудных конечностей мы придаем решающее значение количественным методам: морфометрии, электроконтактной подографии, механографии угловых смещений суставов и регистрации биоэлектрической активности мышц в статике и динамике. Некоторые результаты исследований динамики уже опубликованы (Тулюпа, Мороз, 1967). Настоящее сообщение посвящается изучению роли мускулов в статике грудной конечности некоторых млекопитающих путем сопоставления статических углов суставов, веса мышц и электромиограмм (ЭМГ) гомологичных мышц представителей пальцеходящих (собаки домашней) и фалангоходящих (козы домашней и лошади домашней).

Условием надежной статики этих животных является проецирование центра тяжести тела на плоскость, заключенную между точками опоры конечностей, и прохождение линии отвеса тяжести тела, приходящейся на данную конечность, через центры суставов конечностей или вблизи от них. При поднятии одной конечности животное перераспределяет тяжесть тела между тремя опорными ногами, а центр тяжести тела проецируется на треугольник, заключенный между этими ногами.

Система управления — ЦНС стремится максимально приблизить тело к состоянию устойчивого равновесия. Однако такое положение никогда не достигается, т. к. разогнутые суставы не поддаются глухому запиранию и поэтому конечности не превращаются в несгибаемые столбы. Даже у лошадей суставы в разогнутом состоянии удерживаются силой мышц. Иными словами, статика у животных — это неустойчивое равновесие, и если в процессе эволюции оно не заменилось устойчивым равновесием, то только потому, что при этом была бы потеряна постоянная готовность перейти от стояния к бегу.

Затраты энергии на поддержание неустойчивого равновесия тела зависят от величины статических углов суставов и от степени выраженности «механических» ограничителей уменьшения этих углов. Идеальными, с точки зрения механики, были бы углы в 180° и такими они бывают в запястье и в межфаланговых сочленениях копытных. В других

же суставах они всегда открыты и в них имеются сгибающие моменты, которым противодействуют мышечные моменты, генерирующие силу, равную по величине силе гравитации, но имеющую противоположный знак. Мы убедились, что в процессе эволюции совершенствование статики сопровождалось прежде всего уменьшением сгибающего момента суставов. Так, статический угол плечевого сустава у собаки составляет 115, у лошади — 110°, локтевого сустава — у собаки — 150, у лошади — 140°, а запястья соответственно — 205 и 185°. Для сравнения отметим, что у медведя угол плечевого сустава составляет 120, локтевого — 150 и запястного — 270°.

В процессе эволюции происходило также нарастание сухожилинизации мускулов-разгибателей суставов конечностей. Если количество сухожильных волокон в двуглавой, дельтовидной, предостной мышцах, а также в мышцах области предплечья у медведя принять за условную единицу, то у собаки оно равно примерно 1,8, у козы — 2,4, а у лошади даже 3 единицам. Эффект от сухожилинизации мышц дополняется усилением связок, стабилизирующих суставы в статической позиции. Этот показатель наибольший у лошади, затем идут коза, собака и медведь бурый. Кроме того, происходило изменение суставного рельефа: появлялись суставные отвороты, упорные площадки, гребни и желоба, направляющие движения в одной плоскости. Наиболее выражены эти изменения у лошади, несколько слабее они у козы, еще слабее у собаки и, наконец, у медведя.

В полном соответствии с этим находятся весовые показатели мышц у этих животных (таблица). Особенно наглядны пропорции между весом экстенсоров и флексоров. У лошади некоторое отклонение этих пропорций от общей закономерности компенсируется чрезвычайным развитием «механических» элементов в мышцах и суставах.

Отношение веса экстенсоров к весу флексоров суставов грудной конечности млекопитающих некоторых видов (в условных единицах)

Вид	Сустав			
	плечевой	локтевой	запястный	пальцевой
Медведь бурый (*Ursus arctos*)	1 : 1,6	3,5 : 1	1 : 2,8	1 : 4,8
Кошка домашняя (*Felis domestica*)	1 : 1	2,8 : 1	1 : 1,2	1 : 3
Собака (*Canis familiaris*)	1 : 1,2	4,5 : 1	1 : 1,8	1 : 4
Коза домашняя (*Capra hircus*)	1 : 1,2	3,7 : 1	1 : 1	1 : 2,3
Лошадь домашняя (*Equus caballus*)	1 : 1,6	2,6 : 1	1 : 1	1 : 2,2

У каждого животного нами исследована в статике биоэлектрическая активность следующих 13 мышц: предостной (Supraspinatus), заостной (m. intraspinatus), дельтовидной (m. deltoideus), двуглавой (m. biceps brachii), трехглавой (m. triceps brachii), плечевой (m. brachialis), лучевого разгибателя запястья (m. extensor carpi radialis), локтевого разгибателя запястья (m. extensor carpi ulnaris), локтевого сгибателя запястья (m. flexor carpi ulnaris), общего пальцевого разгибателя (m. extensor digitalis communis), бокового пальцевого разгибателя (m. extensor digitalis lateralis) поверхностного сгибателя пальцев (m. flexor digitalis sublimis) и глубокого сгибателя пальцев (m. flexor digitalis profundus). Биопотенциалы отводили посредством биполярных проволочных электродов с межэлектродным расстоянием 3 *мм*, изготовляемых из медной проволоки типа МТФ—100. Концы проволоки зачищали от

изоляции на 4 *мм.* Пару этих электродов вводили в тонкую инъекционную иглу, концы их загибали, и в таком виде иглу вводили в мышцу на требуемую глубину. Биопотенциалы усиливали с помощью усилителя типа УБП1-02 и регистрировали 14-канальным шлейфным осциллографом типа Н-700. Электромиографию проводили при стоянии на четырех

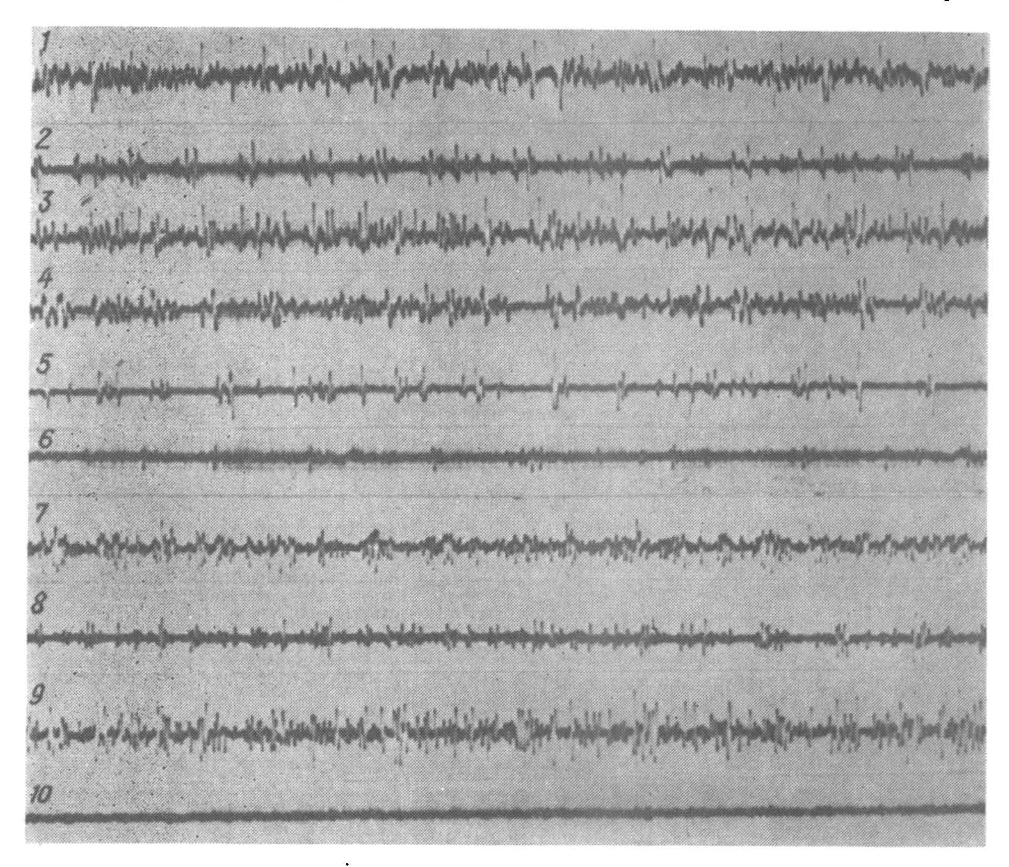


Рис. 1. Электромиограмма активности мышц грудной конечности собаки в статике:
1 — предостной; *2* — заостной; *3* — латеральной головки трицепса; *4* — длинной головки трицепса; *5* — медиальной головки трицепса; *6* — двуглавого мускула плеча; *7* — локтевого сгибателя запястья; *8* — поверхностного пальцевого сгибателя; *9* — глубокого пальцевого сгибателя; *10* — общего пальцевого разгибателя.

конечностях и при стоянии на трех с поднятой четвертой конечностью. Как правило, одновременно записывались ЭМГ шести мускулов в различном сочетании.

Анализ электромиограмм показал, что у всех исследованных животных при спокойном стоянии наблюдается биоэлектрическая активность мышц грудных конечностей, но количество мышц и амплитуда их биопотенциалов у разных животных неодинаковы. Так, у собаки (рис. 1) активность проявляют 9 мышц (предостная, заостная, дельтовидная, двуглавая, трехглавая, локтевой разгибатель запястья, локтевой сгибатель запястья, поверхностный и глубокий сгибатели пальцев). Интересно, что при активности сгибателей запястья и пальцев, разгибатели такой активности не проявляют (рис. 1). У козы статика обеспечивается в основном теми же мышцами, что и у собаки, но их активность меньше выражена (рис. 2, 3). При стоянии животного на трех конечностях, с

поднятой одной передней, амплитуда электромиограмм опорной конечности заметно возрастает (рис. 3, *а*).

Электромиографическое исследование показало, что, вопреки литературным данным, статика у лошади также активна, хотя и в значительно меньшей степени, чем у других животных. У нее проявляется устойчивая биоэлектрическая активность волярных мышц предплечья, действующих на запястный сустав и на суставы пальцев (локтевой разгибатель запястья, локтевой сгибатель и глубокий пальцевый сгибатель). Это подтверждает ранее высказанное мнение о запирательной роли запястья для грудной конечности (Манзий, 1952). Кроме того, наблюдается активность трехглавой мышцы плеча, предостной и заостной мышц.

Все изложенное выше показывает, что у четвероногих, ведущей функцией конечностей которых является наземная локомоция, с переходом от стопо- к пальце-фалангохождению совершенствовался механизм статики как формы отдыха в постоянной готовности к бегу. Однако ни в одном случае этот механизм не выключил полностью из работы мускулы конечностей, а только уменьшил количество активных мышц и степень их активности. Самую малую активность при этом проявляют мышцы

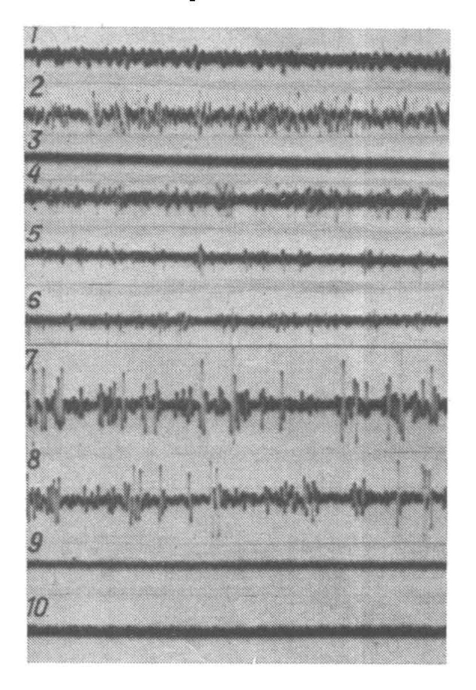
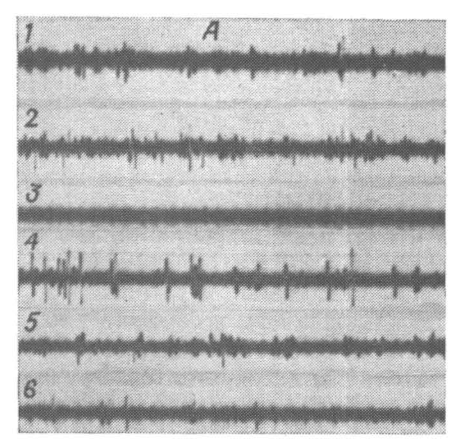


Рис. 2. Электромиограммы активности мышц грудной конечности козы в статике:

1 — предостной; *2* — заостной; *3* — лучевого разгибателя запястья; *4* — локтевого разгибателя запястья; *5* — двуглавой мышцы плеча; *6* — трехглавой мышцы плеча (латеральная головка); *7* — локтевого сгибателя запястья; *8* — локтевого разгибателя запястья; *9* — общего пальцевого разгибателя; *10* — лучевого разгибателя запястья.



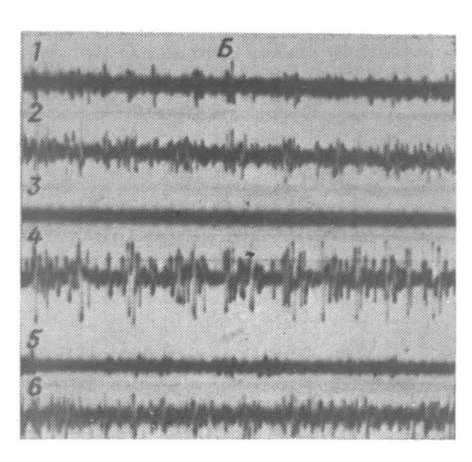


Рис. 3. Электромиограммы активности мышц грудной конечности козы:

а — в статике на 4 конечностях; *б* — в статике с поднятой контрлатеральной конечностью; *1* — локтевого сгибателя запястья; *2* — глубокого пальцевого сгибателя; *3* — лучевого разгибателя запястья; *4* — локтевого разгибателя запястья; *5* — двуглавого мускула плеча; *6* — трехглавого мускула плеча.

грудной конечности лошади, у которой наилучшим образом выражены «механические» приспособления, препятствующие подгибанию конечности, а запястный сустав четче всего выступает в роли своеобразного «запора» разогнутой и обремененной тяжестью тела конечности. На втором месте по этим показателям стоит коза и на третьем — собака.

ЛИТЕРАТУРА

Артеменко Б. А. 1951. Кинематический принцип в строении конечностей наземных позвоночных. Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриологов. Л.
Гамбарян П. П. 1967. Происхождение многообразия аллюров у млекопитающих. Журн. общ. биол., т. 28.
Касьяненко В. Г. 1947. Аппарат движения и опоры лошади. К.
Манзий С. Ф. 1952. Роль запястя в статиці грудних кінцівок деяких копитних. ДАН УРСР, № 6.
Его же. 1959. Запястье млекопитающих в свете строения и функции их грудных конечностей. Автореф. докт. дисс. К.
Тулюпа Э. П., Мороз В. Ф. 1967. К методике электромиографии мышц конечностей млекопитающих. Тез. V науч. конф. мол. специалистов. К.
Спирюхов И. А. 1952. О рессорной функции плечевого пояса у лошади. Коневодство, № 1.
Суханов В. Б. 1968. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. Л.
Hildebrand M. 1966. Analysis of the symmetrical goits of the tetrapods. Fol. physiol., 15.
Howell A. B. 1944. Speed in animals. Chicago.
Marey E. 1894. Le mouvement. Paris.
Muybridge E. 1887. Animal locomotion. Phyladelphia.

Поступила 3.I 1973 г.

STATIC ROLE OF THE THORACIC LIMB MUSCLES IN SOME MAMMALS

S. F. Manzy, V. F. Moroz

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The activity of thoracic limb muscles was studied by means of electromyography in representatives of digitigrades and unguligrades in statics. It is established that statics is an active process in all animals but the value of the muscle activity is not the same and depends on the value of static angles of the limb joints: the more acute the angles, the higher the muscle activity.